353－360　　　　11101(11)

动 物 学 研 究 1992，13(4)：353—360　　ISSN 0254—5853
Zoological Research　　CN 53—1040/Q

云南抚仙湖鱇鲂白鱼若干生物学特性的形成和演化及其与湖泊环境演变的关系*

杨 君 兴

（中国科学院昆明动物研究所 650107）

Q959.4

摘要 根据1988年11月至1991年3月间野外收集的资料，本文记述了云南抚仙湖鱇鲂白鱼的空间分布、食性和繁殖生物学特性。在此基础上，本文首次尝试从进化的观点出发，结合湖泊环境的演变历史深入一步分析了鱇鲂白鱼生物学特性的形成和演化。研究结果表明，鱇鲂白鱼喜在山泉水口等流水环境产卵及幼体喜居湖泊沿岸浅水区等生活习性属较原始的性状，提示了鱇鲂白鱼的祖先是营溪流生活的鱼类。成体喜居湖泊敞水区中上层、营滤食为主、繁殖季节较长、各产卵群体的产卵时间间隔有明显规律性、繁殖力较低、性比较悬殊等特性则属较特化的性状，这些较特化性状的形成与湖泊环境的总体演变过程密切相关。在性状分析的基础上还进一步探讨了生物学特性的适应意义。

关键词：鱇鲂白鱼，生物学特性，演化，适应，抚仙湖，地质史

国内外对鱼类生物学特性的研究通常限于单纯地记述其生物学特性，而很少涉及这些特性的形成和演化。自60年代起，一些学者（曹文宣等，1962；陈宜瑜等，1982；尼科里斯基，1982；Greenwood，1974）先后尝试从进化的角度分析鱼类的生物学特性。鱼类，尤其是特有鱼类的生物学特性是在长期演化过程中与特定环境相互作用而形成的，是历史的产物。反之，依据所表现的生物学特性，也可在一定程度上认识鱼类及其相关环境演变的历史。

鱇鲂白鱼〔*Anabarilius grahami* (Regan)〕既是抚仙湖的特有鱼类，又是该湖的主要经济鱼类。从进化观点出发对鱇鲂白鱼的生物学特性进行研究，在国内尚无正式报道。以往的研究或侧重于分类探讨(Regan，1908；Nichols，1943；成庆泰，1958；黎尚豪等，1963；伍献文等，1964；陈银瑞等，1980；陈银瑞，1986；何纪昌等，1984；褚新洛等，1989)；或侧重于系统发育（杨君兴等，1987）。本文则立足于生物与环境相统一，生物的演化必然会在其生物学特性上表达出来的观点，结合湖泊环境的演变历史，对鱇鲂白鱼的空间分布、食性和繁殖生物学特性进行研究，以期在生产上为抚仙湖鱇鲂白鱼的稳产高产提供科学依据，在理论上探讨鱇鲂白鱼生物学特性的形成、演化及其与湖泊环境演变历史的关系，为从整体上认识抚仙湖鱼类区系的起源和演化奠定基础。由于野外工作的时间和人力有限，而且在收集鱇鲂白鱼生态资料的同时，还需收集其它鱼类的有关资料，故所测量和分析的标本数量尚嫌不足，生态资料也不够详尽，只能反映鱇鲂白鱼的基本

* 云南省应用基础研究基金资助项目。
本文1991年4月16日收到，同年12月10日修回。

生物学特性，这是应当加以说明的。

材 料 和 方 法

本文所用材料均来自作者于1988年11月至1991年3月间收集的。每月的调查时间一般在10日至20日之间。采集工具主要有刺网、底拖网等。采集时详细记录采集地点、栖息环境和水深等资料，并用常规方法对鱇𩷶白鱼食性、繁殖等特性进行分析。食性分析主要依韩茂森等（1980）的方法进行。在整个工作过程中共测量和分析了256尾标本。

基 本 资 料

1.空间分布 专门捕获鱇𩷶白鱼网具设置的位置和深度表明，鱇𩷶白鱼成体生活于敞水区的中上层，从水表层至50米深处均属其成体的生活空间，但集中分布于1—20米深的水层（图1）。这一空间分布特点还可从其食物的空间分布得到佐证。鱇𩷶白鱼的主要食物是枝角类和桡足类等浮游动物（表1）。这些浮游动物集中分布的深度为水表下0.5—20米（黎尚豪等，1963），与鱇𩷶白鱼成体集中分布的深度一致。

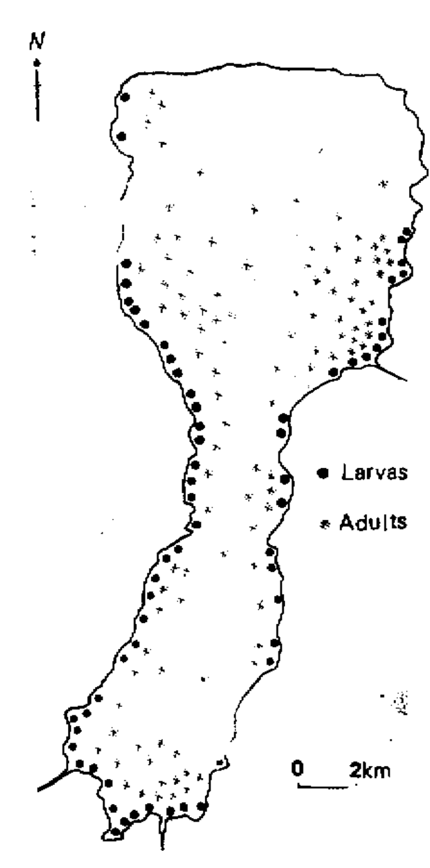


图1 鱇𩷶白鱼在抚仙湖的空间分布示意图
Fig. 1 The living space of *Anabarilius grahami* in Fuxian Lake

机载拖网作业的位置、水深和渔获物表明，鱇𩷶白鱼30毫米以下的幼体集中生活于风浪较小的湖湾等沿岸浅水区，生活水深通常在水表下1—6米深。随着个体的长大，逐渐迁居湖泊敞水区的中上层（图1）。

2.食性 对147尾标本的食性分析结果表明，鱇𩷶白鱼成体的主要食物为枝角类和桡足类，兼食小鱼和鱼卵等（表1），属以浮游动物为主的杂食性鱼类。其食物还随着个体的增长而呈现一定的规律变化。体长140毫米以下的Ⅰ至Ⅲ龄鱼，其食物主要为枝角类和桡足类等浮游动物；而体长150毫米以上的Ⅳ至Ⅴ龄鱼除摄食浮游动物外，还大量捕食太湖新银鱼*Neosalanx taihuensis* Chen。这表明鱇𩷶白鱼的游泳能力和捕食能力随体长的增长而加强。另对12尾体长为26—31毫米的幼体长进行食性分析的结果表明，幼体主要以矩形尖额溞、方形网纹溞等为食。幼体和成体的食性比较相近。

3.繁殖 鱇𩷶白鱼的产卵场主要位于抚

表1　鱇鲹白鱼成体的食谱

Tab. 1　Diet of the adults of *Anabarilius grahami* (Regan)

食　物　种　类	比　重
刚毛藻 *Cladophora*	+
水绵 *Spirogyra*	+
方形网纹溞 *Ceriodaphina quadrangula*	++
长额象鼻溞 *Bosmina longirostris*	++
矩形尖额溞 *Alona rectangula*	+++
圆形盘肠溞 *Chydrus sphaericus*	+++
短尾秀体溞 *Diaphanosoma brachyurum*	++
长刺溞 *Daphnia longispina*	+
船卵溞 *Scapholeberis mucronata*	+++
西南荡镖水蚤 *Neutrodiaptomus mariadvigae mariadvigae*	++
绿色近剑水蚤 *Tropocyclops prasinus prasinus*	+
广布中剑水蚤 *Mesocyclops leuckarti*	+
鞘翅目昆虫 Coleoptera	+
前突摇蚊成虫 *Procladius*	+
太湖新银鱼 *Neosalanx taihuensis*	+++
鱼卵 eggs of fishes	+

仙湖东、西两岸的溶洞出水口或山泉出水口处，沿湖群众称之为“沟洞”；产卵场还见于有风浪拍击的浅水砾石滩。产卵场的底质为砾石和细砂。在抚仙湖中，风浪拍击的浅滩产卵场较少，主要有海口附近的大石嘴和蒿枝箐产卵场；而且在这些产卵场发生的产卵活动也较少，每年仅发生3—8次规模较大的产卵活动。“沟洞”产卵场则较多，集中分布于湖西岸的禄冲、明星、牛摩一带；在“沟洞”发生的产卵活动也较多，每年通常发生16—22次规模较大的产卵活动。显然，鱇鲹白鱼较喜好在“沟洞”中产卵。究其原因，除了演化历史的因素外，还可能与“沟洞”产卵场具有水流和水温双重刺激有关。据在禄冲产卵场的定点测量，溶洞水温在产卵季节高出湖水温1.5—2.0℃。

逐月解剖的结果显示，同一个体性腺中的卵子均为同步发育，未见异步发育现象；每一个体年仅产卵一次，全部卵子一次性产出，卵巢随即进入产后的第Ⅵ时相；未见一年多次产卵现象。从整个种群来看，各个个体的卵巢发育时相则表现出有规律的时间差异，结果使种群形成一系列在产卵时间上有一定间隔的产卵群体。鱇鲹白鱼产出的卵子浅黄色，略透明，卵径1.4—1.6毫米。卵子强粘性，粘附于砾石上孵化。产出的卵子遇水后，卵膜吸水略膨胀。在18—22℃的常温下约需72小时才孵化出膜。

鱇鲹白鱼的繁殖时间有两个特点：一是每年的繁殖季节较长，为每年的3—10月。而生活于邻近湖泊的星云白鱼〔*Anabarilius andersoni*(Regan)〕的产卵季节为5—9月（褚新洛等，1989）；二是到产卵场产卵的时间间隔有明显的规律性。通常每一个产卵群体的产卵活动约持续3天，停隔约7天后下一个产卵群体的产卵活动才开始。此即为渔民所说的“来三去七”。经考察，停隔的这段时间约与受精卵孵化出鱼苗的时间（3天）加上产卵场自然冲洗干净所需的时间（约4天）相吻合。产卵活动一般发生在

连续几天阴雨后初晴的日子里。产卵活动开始的第一天，到产卵场的亲鱼很少；第二天则进入产卵高峰，第三天的情况与第一天相似。而在一天中，上午8—10时和下午4—6时到产卵场的亲鱼较多，中午则较少，晚上从来没有观察到产卵活动。

与邻近星云湖的星云白鱼相比，鱇鲌白鱼的繁殖力较低。Ⅱ龄鱇鲌白鱼的绝对繁殖力仅为2175—3840粒，而Ⅱ龄星云白鱼的绝对繁殖力为13971—15770粒（表2、3）。

表2 鱇鲌白鱼的绝对繁殖力和相对繁殖力

Tab. 2 The absolute and relative fecundities of *A. grahami* (Regan)

年 龄	标本数	体 长	空壳体重	绝对繁殖力	相对繁殖力
Ⅱ	41	99—115	9—13	2175—3840	202—275
Ⅲ	18	128—142	21—24	3230—4908	135—228
Ⅳ	5	170—176	37—40	5086—6780	153—168
Ⅴ	3	183—185	48—51	9768—9855	150—195

表3 星云白鱼的绝对繁殖力和相对繁殖力

Tab. 3 The absolute and relative fecundities of *A. andersoni* (Regan)

年 龄	标本数	体长(mm)	空壳体重(g)	绝对繁殖力	相对繁殖力
Ⅰ	5	112—114	15—17	7803—8325	489—520
Ⅱ	14	165—169	48—50	13971—15770	291—315

对138尾由底拖网捕获的标本进行性别分析的结果表明，其中雌性110尾，雄性28尾。雌：雄＝3.9：1。雌性明显多于雄性。类似的性比特点也见于该湖中的其它鱼类，如抚仙高原鳅（*Triplophysa fuxianensis* Yang *et* Chu）和抚仙金线鲃（*Sinocyclocheilus grahami tingi* Fang）。

分 析 和 讨 论

在分析鱇鲌白鱼生物学特性的形成和演化之前，先简略介绍其系统发生及其生活环境演变的主要过程。在白鱼属鱼类中，鱇鲌白鱼与星云白鱼（*A. andersoni*）、杞麓白鱼（*A. qiluensis*）共有一个最晚近的共同祖先（杨君兴等，1987）。其共同祖先应是营溪流生活的杂食性鱼类，后随着水系的变迁而分化，并逐渐演化成为目前的湖泊生活种类。这一点可从白鱼属中较原始的种类均营溪流杂食性生活的事实得以佐证。这种历史渊源是多数高原湖泊鱼类起源的共同形式(陈宜瑜等，1982；陈银瑞等，1983)。

鱇鲌白鱼是抚仙湖的特有种，其生物学特性又与该湖特殊的环境和演变过程密切相关。抚仙湖属断裂陷落型湖泊，形成于上新世晚期。该湖演变的总体过程是由浅变深并逐渐向贫营养化方向发展（杨留法，1984；中国科学院南京地理与湖泊研究所等，1989），可分三个阶段：第一阶段为沼泽浅湖期（上新世晚期）；第二阶段为大湖时期（全新世早期）；第三阶段为深湖期（全新世中期以后）。经过上述三个阶段的发展，才形成了

当前的深水贫营养湖泊。

特定的历史渊源和生活环境的演变过程对鱇鲸白鱼的演化产生了深刻的影响，使之形成了一系列相应的生物学特性，兹分别讨论于后。

1.鱇鲸白鱼的产卵场主要位于溶洞出水口或山泉出水口处；产卵场的底质和水流与山涧溪流相似。此繁殖习性与溪流中生活的原始种相同。可见这一繁殖习性是从共同祖先遗传下来的性状，应属较原始的生物学特性。

2.鱇鲸白鱼的幼体和成体分别处于不同的生活空间，幼体喜居湖泊沿岸浅水区，成体则转居湖泊敞水区的中上层。类似的现象还见于该湖中的抚仙四须鲃（*Barbodes fuxianensis*）、常氏四须鲃（*B. chonglingchungi*）和花鲈鲤（*Percocypris pingi regani*）等鱼类，在湖泊鱼类中属较普遍的现象。根据个体发育与性状演化的关系，幼体喜居沿岸浅水区的生活习性应是较原始的性状，成体的空间分布习性则属次生性的。就鱇鲸白鱼而言，幼体和成体分别占领不同的生活空间有如下适应意义：一是幼体和成体的食性相近，均主食浮游动物，分别占领不同的水域空间可有效避免两者间的食物竞争；二是幼体生活在风浪较小、食物较丰富的沿岸浅水区可有效地避开风浪和敌害的伤害，提高存活率。

3.在云南高原湖泊中，生活于湖泊敞水区中上层并营滤食生活为主的鱼类有白鱼属、鲤属（*Cyprinus*）和裂腹鱼属（*Schizothorax*）鱼类。其滤食生活习性均属次生性的（陈宜瑜等，1982；陈银瑞等，1983），是趋同演化的结果。就鱇鲸白鱼而言，其演化的主要方向之一是发展滤食功能，具体表现在：与亲缘关系相近的星云白鱼和杞麓白鱼相比较，鱇鲸白鱼的鳃耙数目较多，第一鳃弓外侧鳃耙为31—39枚，后二者分别为21—25和22—25枚；鳃耙较长，为鳃丝长的46.7%—55.6%，后二者分别为30.0%—54.0%和35.4%—45.1%；次级鳃耙数目较多且较发达。

4.鱇鲸白鱼的繁殖季节较长，而且每两个产卵群体的产卵时间间隔有明显的规律性。这些特性有如下适应意义：（1）抚仙湖的贫营养化，使鱇鲸白鱼幼苗赖以生存的轮虫和枝角类等浮游动物逐渐减少。显然，较长的繁殖季节和各产卵群体的产卵时间相互错开既可保证幼苗有足够的食物，又可保持较大的种群。（2）充分利用有限的产卵场。亲鱼连续3天进入产卵场繁殖，此后随即离去，待受精卵相继孵化出鱼苗以及产卵场自然冲洗干净之后，下一个产卵群体才开始进入产卵场。

5.与亲缘关系相近的星云白鱼相比较，鱇鲸白鱼的繁殖力较低（表2、3）。繁殖力的种间差异源自对不同生活环境的适应结果。星云白鱼是星云湖的特有种，湖泊环境演变的总体过程是由深变浅，形成了当前的富营养湖泊。相反，抚仙湖演变的总体过程是由浅变深并向贫营养化方向发展。湖泊营养类型的分化使生活于其中的两种白鱼的繁殖力向不同方向发展。食物不足通常会使种群的繁殖力降低（尼科里斯基，1982）。随着抚仙湖的贫营养化，鱇鲸白鱼个体繁殖力受食物不足的影响而逐渐降低。

6.鱇鲸白鱼性比的特点是雌性明显多于雄性，雌：雄＝3.9:1。较多的雌性可保证种群有较高的繁殖潜力，补尝个体繁殖力的下降。也是对湖泊贫营养化过程的一种适应。

综上所述，鱇鲸白鱼喜在溶洞出水口或山泉出水口处产卵和幼体喜居湖泊沿岸浅水

区的生活习性提示了其祖先是营溪流生活的鱼类。成体的空间分布、营滤食为主的生活习性以及繁殖季节较长、每两个繁殖群体的产卵活动有一定的时间间隔、繁殖力较低、性比较悬殊等生物学特性是适应湖泊环境的演变过程而产生的。

致谢 承蒙导师褚新洛研究员悉心指导，陈银瑞先生和玉溪地区抚仙湖管理总站提供多方面的帮助。

参 考 文 献

中国科学院南京地理与湖泊研究所等. 1986. 云南断陷湖泊环境与沉积. 北京: 科学出版社.

成庆泰. 1958. 云南鱼类研究. 动物学杂志, 2(3)153—166.

伍献文等. 1964. 中国鲤科鱼类志上卷, 上海科学技术出版社.

陈宜瑜. 张卫, 黄顺友, 1982. 泸沽湖裂腹鱼类的物种形成. 动物学报, 28(3):217—225.

陈银瑞. 1986. 白鱼属鱼类的分类整理. 动物分类学报, 11(4):429—438.

陈银瑞, 褚新洛. 1980. 云南白鱼属鱼类的分类包括三新种和一新亚种的描述.动物学研究, 1(3):417—424.

陈银瑞. 李再云, 陈宜瑜. 1983. 程海鱼类区系的来源及其物种分化. 动物学研究, 4(3):227—233.

何纪昌, 王重光. 1984.白鱼属鱼类的数值分类包括二新种和一新亚种的描述.动物分类学报, 9(1):100—109.

杨留法. 1984. 云南高原湖泊的成因类型及其分布规律的初步探讨. 海洋湖沼通报, (1):34—39.

杨君兴. 褚新洛. 1987. 白鱼属鱼类的系统发育. 动物学研究, 8(3):261—276.

曹文宣. 伍献文. 1962. 四川西部甘孜阿坝地区鱼类生物学及渔业问题. 水生生物学集刊, (2):79—110.

韩茂森等. 1980. 淡水浮游生物图谱, 北京:农业出版社.

褚新洛, 陈银瑞等. 1989. 云南鱼类志上册, 北京: 科学出版社.

黎尚豪等. 1963. 云南高原湖泊调查. 海洋与湖沼, 5(2):87—114.

尼科里斯基 Г. В. (黄宗强等译). 1982. 鱼类种群变动理论, 北京: 农业出版社.

Greenwood, P. H. 1974. Cichlid fishes of Lake Victoria, East Afroca: the biology and evolution of a species flock. Bull. Br. Mus. (nat. Hist.) Zool. Ser. Suppl. 6: 1-134.

Nichols, J.T. 1943. The fresh-water fishes of China. Nat. Hist. Central Asia 9:140.

Regan, C. T. 1908. Descriptions of three new cyprinoid fishes from Yunnan, collected by Mr. John Graham. Ann. Mag. nat. Hist. 2(8):356-357.

ORIGIN AND EVOLUTION OF SOME BIOLOGICAL CHARACTERS OF *Anabarilius grahami* AS REFERRED TO GEOLOGICAL DEVELOPMENT OF FUXIAN LAKE

Yang Junxing

(*Kunming Institute of Zoology, Academia Sinica* 650107)

Based on data collected in Fuxian Lake from November, 1988 to March, 1991, the habits in living spaces, feeding and breeding of *Anabarilius grahami* (Regan) have been described. From the view of organic evolution and geological development of the lake, the origin and evolution of these biological characters have been further discussed.

The biological characters of *A. grahami* are closely correlated to its origination. It shares a most recent common ancestor with *A. andersoni* and *A. qiluensis* (Yang *et al.*, 1987). Their common ancestor would be a stream-lived and omnivorous fish because the primitive extant species of *Anabarilius* are all stream-dwellers.

A. grahami is endemic to Fuxian Lake. Some biological characters are also closely correlated to the geological development of the lake. Fuxian Lake was formed in late Pliocene as the result of fault depressions (Nanjing Institute of Geography and Limnology *et al.*, 1989; Yang, 1984). Since its formation, the lake has generally followed a deepening and oligotrophic development. It is the unique origination of *A. grahami* and the deepening, oligotrophic development of the lake that produced profound effects on the biological characters of *A. grahami*.

1. *A. grahami* prefers to breed at outlets of cave springs or hill springs and the substrate and water current in the breeding sites are similar to hill streams. This breeding habit is common to the primitive species of *Anabarilius* and is supposed to be descended from the common ancestor and therefore should be a primitive character.

2. The larvas and adults of *A. grahami* occupy different living spaces. The larvas smaller than 30mmSL occur in shallow coastal region and adults occur in middle and upper layers of open water (Fig. 1). Similar habits are

possessed by *Barbodes fuxianensis*, *B. chonglingchungi* and *percocypris pingi regani* which live in the same lake. According to the recapitulation rule, the habit of larvas is supposed to be a primitive biological character.

3. *A.grahami* shares a close phylogenetic relationship with *A. andersoni* and *A. qiluensis* (*Yang et al.*, 1987). All of them feed mainly on planktons. They have undergone differentiations in gill rakers. *A. grahami* have 31—39 gill rakers, length of gill rakers 46.7%—55.6% of gill filaments and having numerous secondary gill rakers. By contrast, *A. andersoni* and *A. qiluensis* have 21—25 and 22—25 gill rakers, length of gill rakers 30.0%—54.0% and 35.4%—45.1% of gill filaments, having less secondary gill rakers. Comparison indicates that *A. grahami* have evolved a most developed filtering organ in corresponding to the oligotrophic environment.

4. *A. grahami* has habits of a long annual breeding season and a temporally regular interval between two sequent spawning populations. These habits had evolved to ensure enough food for the larvas and full use of the limited breeding sites as the result of adaptations to the deepening and oligotrophic development of the lake.

5. *A. grahami* has lower absolute and relative fecundities than *A. andersoni* (Table 2, 3) which is endemic to Xingyun Lake. Interspecific differentiations in fecundities were resulted from adaptations to different geological developments of Fuxian and Xingyun Lakes. Xingyun Lake followed generally a shallowing and eutrophic development in corresponding to which *A. ander soni* evolved higher fecundities. Howerver food shortage from deepening and oligotrophic development of Fuxian Lake had led to lowering of fecondities of *A. grahami*.

6. Population of *A. grahami* has many more females than males, females being 4.1 times of males. Dominant females can ensure a potentially high fecundity for the population.

Key words: *Anabarilius grahami*, Biological characters, Evolution, Adaptation, Fuxian Lake , Geological development